

Estructura del condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Pseudis minuta* (Anura, Pseudidae)

E. O. LAVILLA* & Rafael O. DE SÁ**

* Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina

** Department of Biology, University of Richmond Richmond, VA 23173, Estados Unidos

The chondrocranium and visceral skeleton of *Pseudis minuta* tadpoles are described, based on a series of five larvae in stages 31-35 of GOSNER (1960). Among their striking characters are the presence of peculiar articular surfaces between cornua trabeculae and suprarostrol cartilage, the incomplete development of the orbital cartilage, the high fenestration of the floor of the cavum cranii, the fusion of posterior foramina, and the fusion of spicules 3 and 4 in the hyobranchial skeleton.

INTRODUCCIÓN

Diversos autores han tratado la morfología externa de las larvas de Pseudidae. En tiempos recientes KENNY (1969), DUELLMAN & TRUEB (1985), EMERSON (1988) y CAIS & VIZOTTO (1993) se ocuparon de *Pseudis paradoxa*, haciendo hincapié en el gigantismo corporal, en tanto que DIXON et al. (1995) analizaron los cambios ontogenéticos en el patrón de coloración. FERNANDEZ & FERNANDEZ (1921) y DE SÁ & LAVILLA (1997) caracterizaron la larva de *Pseudis minuta*, y KEHR & BASSO (1990) hicieron lo propio con la de *Lysapsus mantidactylus*.

Si bien contamos con información adecuada sobre la morfología externa, es muy poco lo que sabemos sobre otros aspectos larvales. Por ejemplo, la información relativa a caracteres anatómicos es escasa y antigua, y está restringida a las descripciones del condrocráneo (PARKER, 1882) y esqueleto visceral (PARKER, 1882; RIDGEWOOD, 1898) de *Pseudis paradoxa*.

Sabemos que la familia Pseudidae es uno de los agrupamientos enigmáticos en el conjunto de anuros neotropicales. Sus relaciones filogenéticas no han sido satisfactoriamente dilucidadas, dado que no se han identificado apomorfías que la separen claramente de Hylidae, su aparente grupo hermano (DUELLMAN & TRUEB, 1985, FORD & CANNATELLA, 1993; HAY et al., 1995), y la estructura interna de la familia también es materia de discusión, aunque sólo se han reconocido dos géneros, su composición específica necesita revisión.

Tomando en cuenta lo que se acaba de decir, y considerando que la suma de caracteres larvales puede ayudar a solucionar algunos de los problemas enunciados, es el objetivo de

este trabajo describir el condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Pseudis minuta*, un taxon cuya atribución genérica fuera materia de disputa hasta no hace mucho tiempo.

MATERIAL Y MÉTODOS

La descripción del condrocráneo y esqueleto visceral está basada en cinco larvas en estadios comparables a 31-35 de GOSNER (1960) (una por estadio), que forman parte de un lote mayor depositado en la colección herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural, Smithsonian Institution, bajo los números USNM 497619 a 497639. El material fue obtenido en laboratorio a partir de puestas naturalmente inducidas de una pareja proveniente de Laguna del Cisne, Salinas, Departamento Canelones, Uruguay (27 X.94, A. OLMOs y R. DE SÁ col.). La hembra está depositada como ejemplar de referencia como USNM 498369. Los renacuajos fueron criados en acuarios de 40 litros con una densidad de 25 ejemplares por acuario para estandarizar variables dependientes de la densidad, y alimentados ad libitum con comida para peces carnívoros.

El material estudiado fue fijado en formol 10 % y teñido diferencialmente para hueso y cartilago, y posteriormente diafanizado, según la técnica de DINGERKUS & UHLER (1977). Las observaciones se realizaron bajo glicerina en una lupa binocular Wild M3C.

RESULTADOS

NEUROCRÁNEO (FIG. 1a-c)

El *cartilago suprarrostral* es una estructura única, fuerte y completamente condrificada, que se dirige hacia adelante y hacia abajo a partir del extremo distal de los cuernos trabeculares. El cuerpo presenta una profunda escotadura dorsal en forma de V, y se une a las alas por medio de una banda de cartilago relativamente ancha, que deja una escotadura ventral a cada lado, de márgenes irregulares. Las alas son cuadrangulares; el proceso dorsal posterior es proporcionalmente delgado y con extremo romo, y está proyectado hacia afuera y hacia atrás. El proceso ventral posterior no está definido. En el margen proximal de cada ala, próximo a su unión con el cuerpo, existe un área engrosada que actúa como superficie articular con el cuerno trabecular respectivo.

Los *cuernos trabeculares* corresponden aproximadamente al 17 % de la longitud del neurocráneo. Son estructuras fuertes, completa y uniformemente condrificadas y divergen hacia adelante. El extremo distal está levemente expandido, y los márgenes interno y anterior son irregulares. Ventralmente, en el ángulo externo de cada cuerno se observa un área cartilaginosa engrosada, que se corresponde con la superficie articular descripta para el suprarrostral. Próximo a la región basal de cada cuerno, sobre su margen externo, se insinúa el proceso lateral, la lámina cartilaginosa y el proceso prenasal están ausentes.

Los cuernos trabeculares se continúan hacia atrás con la porción trabecular del piso del neurocráneo, y en esa región no se han diferenciado aún estructuras tales como la placa etmoidal, el septo nasal, el techo nasal ni la lámina orbitonasal.

Los *cartilagos orbitales* son vestigiales, estando limitados a un par de proyecciones cartilaginosas estrechas, oblicuas, una anterior y otra posterior, y que serían homólogas a las pilas metoptica y antotica respectivamente. El espacio comprendido entre estas dos estructuras está abierto y no se reconocen forámenes de manera individual. La proyección posterior del cartilago orbital no tiene contacto con la cápsula ótica, de modo que el foramen proótico está abierto dorsalmente. No existen *tenia tecti marginalis* ni *tenia tecti transversa*, y en la parte media del techo sinótico se observa una proyección triangular hacia adelante, que correspondería a un esbozo de *tenia tecti medialis*.

El *piso de la cavidad craneal* está poco condricado y muestra la fenestra basicraneal abierta y proporcionalmente muy grande, correspondiendo al 40 % de la longitud del neurocráneo. Los forámenes craneopalatinos estarían incluidos en dicha fenestra, mientras que los forámenes carotídeos primarios son circulares, pequeños y están claramente definidos. En la región posterior, el arco occipital está bien desarrollado y fusionado a las cápsulas óticas, los cóndilos occipitales están esbozados pero aún no osificados, los forámenes yugulares están definidos y la notocorda penetra por un distancia equivalente al 25 % de la longitud del piso de la cavidad craneal.

Las *cápsulas óticas* son cuadrangulares, oblongas y corresponden a aproximadamente el 35 % de la longitud del neurocráneo. La fenestra oval es grande (equivale al 1/3 de la longitud de la cápsula ótica) y el operculum, diferenciado como un elemento cartilaginoso, subcircular y pequeño, ocupa aproximadamente 1/6 de la abertura. La cresta parótica no se reconoce como una estructura discreta, aunque desde el ángulo anterior externo, e inmediatamente por delante de la fenestra oval, surge el proceso ótico larval (en el sentido de DE BIER, 1937), dirigido hacia adelante y hacia abajo, formando un arco. En la región posterior ventral de cada cápsula ótica se observa un sólo foramen, de aproximadamente la mitad del tamaño de la fenestra oval, que correspondería a la fusión de los forámenes acústico, perilinfáticos y endolinfático.

Dorsalmente las capsulas oticas están unidas por el *techo sinótico*, en forma de una banda cartilaginosa que presenta en la región media del margen anterior la proyección subtriangular ya mencionada.

SUSPENSORIO

En el suspensorio, el *proceso ascendente* tiene un desarrollo similar al del proceso ótico y se une al piso del neurocráneo (unión baja).

El *arco subocular* se presenta como una lámina delgada, claramente ensanchada en los tercios medio y posterior y curvada hacia abajo.

En el *cuadrado*, el proceso muscular es subtriangular, de márgenes irregulares y extremo romo. Está fuertemente curvado hacia adentro, de modo que su porción distal se presenta casi paralela al cuadrado. El margen posterior del proceso coincide con el margen posterior de la comisura cuadrado craneal anterior. Esta comisura, con áreas de condricación débil, lleva en su margen anterior el proceso cuadrado etmoidal, y en el posterior el proceso pseudopte-rigoideo. Ambos procesos tienen desarrollo similar, son subtriangulares y de vertice agudo. La fosa hiocadrado es poco notable, y el proceso articular, condilar, se muestra como un

engrosamiento cartilaginoso subtriangular y romo, ubicado en el margen lateral externo del cuadrado, a nivel de la base del proceso muscular. El túnel muscular es abierto, y está limitado por abajo por la base del cuadrado y la comisura cuadrado-craneal anterior, y por su margen externo y dorsalmente por el proceso muscular.

MANDÍBULA INFERIOR

Los *cartílagos de Meckel* son subcilíndricos y contorneados, con el proceso retroarticular protruido y romo, más un pequeño proceso, también romo, ubicado en el margen interno, a nivel del ángulo. Se unen a los infrarrostrales por medio de cópulas intermandibulares ligamentosas.

Los *cartílagos infrarrostrales*, pares, son oblongos y curvados, y llevan una proyección posterior por la que articulan con los cartílagos de Meckel. La cópula intramandibular es conectiva.

ESQUELETO VISCERAL (FIG. 2a-b)

En el esqueleto hiobranquial no se reconoce la *copula I*. Los *ceratohiales* están mejor condricificados distal que proximalmente, muestran el proceso hiocadrado oblongo, protruido y bien desarrollado y los procesos anterior y lateral subtriangulares y notables.

La *pars reuniens* está muy débilmente condricificada y es de contorno aproximadamente rectangular y más ancha que larga.

La *copula II*, aunque poco definida, está mejor desarrollada que la estructura anterior; es aproximadamente dos veces más larga que ancha, con el extremo distal angular, y lleva un *proceso urobranquial* corto y romo.

La *copula II* está relacionada con las *placas hipobranquiales*, muy poco condricificadas, por tejido conectivo.

Los *ceratobranquiales I a IV* constituyen las estructuras mejor desarrolladas del esqueleto hiobranquial y distalmente están unidos entre sí por comisuras terminales, mientras que la unión con las placas hipobranquiales se realiza a través de bandas de tejido escasamente condricificadas. Los *ceratobranquiales II y III*, por su parte, se unen entre sí por medio de un proceso branquial fuerte. Ventralmente existen dos espículas delgadas y poco condricificadas (que corresponden a los *ceratobranquiales I y II*), más una placa irregular, poco condricificada, cribosa y continúa con las placas hipobranquiales, que continúan los *ceratobranquiales III y IV* (fig. 2b).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La ausencia de información sobre la estructura del condrocraneo en miembros del género *Lirapsus* nos impide, por el momento, señalar el conjunto de caracteres derivados compartidos por los *Pseudidae* y que podrían emplearse para dilucidar sus relaciones con

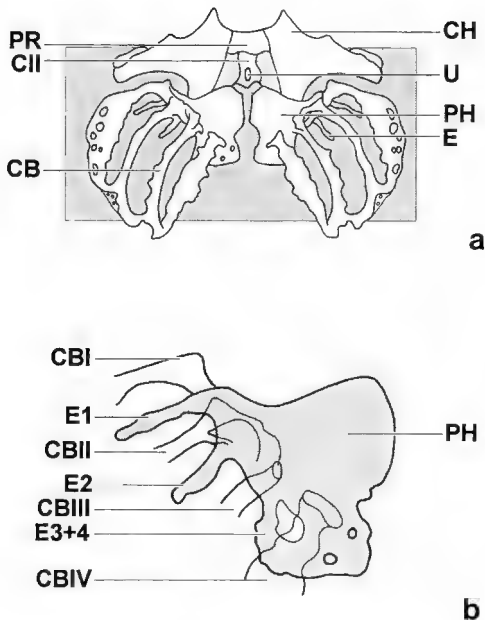


Fig 2 Esqueleto visceral de *Psodus minuta*, estadio 33 de GOSNER (1960) (a) Vista general. (b) Detalle de placa hipobranquial CB, ceratobranquiales; CBI, ceratobranquial I, CBII, ceratobranquial II, CBIII, ceratobranquial III, CBIV, ceratobranquial IV, CH, ceratohial, CII, copula II, E, espículas, E1, espícula 1; E2, espícula 2, E3+4, espícula 3 y 4 fusionadas, PH, placa hipobranquial, PR, pars reunens; U, proceso urobranquial

Hylidae. Hasta obtener dicha información creemos conveniente analizar un conjunto de caracteres del condrocáneo y esqueleto visceral de las larvas de *Pseudis minuta* que llaman la atención por no haber sido reportados previamente entre los anuros conocidos, o por ser comunes a lo reportado para *Pseudis paradoxa* pero muy poco frecuentes en larvas de tipo IV.

(1) Llama la atención los variados patrones de condricación del esqueleto cefálico. Existen regiones fuertemente condricadas (i.e., cartilagos supra e infrarostal, cuernos trabeculares), otras donde sólo se hacen evidentes las paredes de los condrocitos y otras más donde el tejido condrogénico muestra una estructura irregular y difusa (como ciertas regiones del piso del cráneo)

(2) La presencia de dos superficies articulares engrosadas en el margen proximal del cartilago suprarostal, en la región de unión de cuerpo y ala, es también un carácter particular. Estas estructuras se corresponden con superficies articulares de características similares ubicada en la región ventral del margen anterior de cada cuerno trabecular. Las dos superficies articulares son planas, y se mantienen en posición y se flexionan por medio de ligamentos. La ilustración brindada por PARKER (1882: lám 2 fig 1) muestra una estructura aparentemente similar a la que aquí se describe. Por otra parte, la estructura del cartilago suprarostal sería derivada, considerando las discusiones de FABREZI & LAVILLA (1992), PLASOTA (1974) y SOKOL (1981).

(3) Los cuernos trabeculares son continuos hacia atrás con la porción trabecular del piso del neurocráneo, sin que se hayan desarrollado aún (estadio 35 de GOSNER, 1960) las estructuras características de la región etmoidal. PARKER (1882) reportó la presencia de una estructura equivalente al septo nasal en *Pseudis paradoxa*.

(4) Los cartilagos orbitales, escasamente desarrollados, están representados por un par de pilares, uno en el extremo anterior (asimulado tentativamente a la pila metoptica) y otro en el posterior (¿pila antotica?) del piso del neurocráneo, dejando un gran espacio vacío entre ellos. JACOBSON (1968) y SOKOL (1981) consideraron a la ausencia de cartilago orbital (tal como se observa en algunos Microhylidae) como derivada; la presencia de los pilares extremos mostraría una condición intermedia.

(5) En correlación a la ausencia de un cartilago orbital continuo, el proceso ascendente se une directamente al piso del neurocráneo, una condición considerada como altamente derivada por FABREZI & LAVILLA (1992), y que los asemeja a algunos hílidos (i.e., *Phyllomedusa sauvagii*, *P. boliviana*, *Phasmahyla guttata*, *Hyla nana*, *Scinax acuminatus*).

(6) La gran fenestración del condrocáneo larval de *Pseudis minuta* se acentúa al considerar el notable desarrollo de la fenestra basicraneal, equivalente, como dijéramos, al 40 % de la longitud total del cráneo. La mencionada fenestra se obtura en estadios tempranos de desarrollo en *Pseudis paradoxa*, tal como se desprende de la descripción de PARKER (1882). Es conveniente resaltar que los órganos del sistema nervioso central están rodeados por una fascia conectiva muy resistente y firmemente adherida a los elementos esqueléticos de la región.

(7) En la región posterior del cráneo se destaca la fusión de los forámenes acústico, perilinfáticos y endolinfático. El foramen resultante, de gran tamaño, se ubica en la región posterior ventral de cada cápsula ótica.

(8) El palatocuadrado muestra al menos dos caracteres notables. Uno es la expansión proporcionalmente grande de las regiones media y posterior del arco subocular, y otro es el notable desarrollo del proceso ótico larval, que alcanza proporciones similares a la del proceso ascendente. Ambos muestran condiciones equivalentes en *Pseudis paradoxa*.

(9) La posición del proceso muscular del palatocuadrado, ubicado de modo que forma parte del techo del túnel muscular, es un estado de carácter derivado, si se tiene en cuenta el análisis de FABREZI & LAVILLA (1992).

(10) *Pseudis minuta* y *P. paradoxa* comparten la presencia de los procesos cuadrado-etmoidal y pseudopterigoideo en los márgenes anterior y posterior de la comisura cuadrado-cranial anterior, respectivamente. En *P. paradoxa* el proceso cuadrado-etmoidal de cada lado está en contacto con el proceso lateral de la base del cuerno trabecular, limitando completamente a la coana, en *P. minuta* los procesos laterales están poco desarrollados y la coana está abierta anteriormente.

(11) La estructura de las espículas en el esqueleto hiobranquial es también peculiar. Los ceratobranquiales I y II están seguidos por espículas de estructura clásica, en tanto que los ceratobranquiales III y IV se continúan en una placa cuadrangular, poco condricificada y cribada, formada por la fusión de las espículas 3 y 4 (fig. 2b). Dichas placas son continuas con la placa hipobranquial respectiva. Una condición similar fue reportada por PARKER (1882) y RIDGEWOOD (1898) para *Pseudis paradoxa*.

RESUMEN

Se describe el condrocáneo y esqueleto visceral de las larvas de *Pseudis minuta* en base a 5 ejemplares en estadios 31 a 35 de GOSNER (1960). Entre los caracteres peculiares observados se encuentran la presencia de una superficie articular particular entre los cuernos trabeculares y el cartilago suprarrostral, el desarrollo incompleto del cartilago orbital, la gran fenestración del piso del cráneo, la fusión de los forámenes posteriores de la región ótica y la fusión de las espículas 3 y 4 en el esqueleto hiobranquial.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado con fondos del proyecto NSF BIR-9510228 otorgado a R. DE SÁ. El estudio fue iniciado durante la estadía de E. O. LAVILLA como Visiting Research Associate en la Universidad de Richmond, Virginia.

LITERATURA CITADA

- CAIS, A. & VIZOTTO, L. D., 1993. Biología e ontogénesis de *Pseudis paradoxus* (Amphibia, Anura, Pseudidae). *Livro de Resumos, 3º Congresso Latino-Americano de Herpetologia*: 105.
 DE BIER, G. R., 1937. - *The development of the vertebrate skull*. Oxford, Clarendon Press. i-xxiii + 1-543, 143 lám.

- DE SÁ, R. O. & LAVILLA, E. O., 1997. The tadpole of *Pseudis minuta* (Anura: Pseudidae), an apparent case of heterochrony. *Amphibia-Reptilia*, **18** (3): 229-240.
- DINGERKUS, G. & UHLER, L. D., 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, **52**: 229-232.
- DIXON, J. R., MERCOLLI, C. & YANOSKY, A. A., 1995. Some aspects of the ecology of *Pseudis paradoxa* from northeastern Argentina. *Herp. Rev.*, **26** (4): 183-185.
- DUTTLMAN, W. E. & TRUEB, L., 1985. *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill: i-xix + 1-670.
- EMERSON, S. B., 1988. The giant tadpole of *Pseudis paradoxa*. *Biol. J. Linn. Soc.*, **34**: 93-104.
- FABREZI, M. & LAVILLA, E. O., 1992. Estructura del condrocraqueo y esqueleto hiobranchial en larvas de algunos hílidos neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta Zool. Lilloana*, **41**: 155-164.
- FERNANDEZ, K. & FERNANDEZ, M., 1921. Sobre la biología y reproducción de algunos batracios argentinos. I. Cystignathidae. *An. Soc. Ci. Arg.*, **91**: 97-140, 3 lám.
- FORD, L. S. & CANNATELLA, D. C., 1993. The major clades of frogs. *Herp. Mon.*, **7**: 94-117.
- GOSNER, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae, with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.
- HAY, J. M., RUVINSKY, I., HEDGES, S. B. & MAXSON, L., 1995. Phylogenetic relationships of amphibian families inferred from DNA sequences of mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA genes. *Mol. Biol. Evol.*, **12** (5): 928-937.
- JACOBSON, C. M., 1968. The development of the chondrocranium in two species of the Australian anuran genus *Pseudophryne* Fitzinger. *Aust. J. Zool.*, **16** (1): 1-15.
- KENNY, J. S., 1969. The Amphibia of Trinidad. *Stud. Fauna Curaçao Caribb. Isl.*, **108**: 1-78, 15 lám.
- KEHR, A. I. & BASSO, N. G., 1990. Description of the tadpole of *Lyapsus lunellus* (Anura: Pseudidae) and some considerations on its biology. *Copeia*, **1990** (2): 573-575.
- PARKER, W. K., 1882. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part III. *Phil. Trans. z. Soc. London*, "1881", **172**: 1-266, 44 lám.
- PLASOTA, K., 1974. The development of the chondrocranium (neurocranium and visceral arches) in *Rana temporaria* L. and *Pelobates fuscus* (Laur.). *Zool. Pol.*, **24** (1): 99-168.
- RIDEWOOD, W. G., 1898. On the larval hyobranchial skeleton of the anurous batrachians, with special reference to the axial parts. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, **26**: 474-487, 1 lám.
- SOKOL, O. M., 1981. Larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J. Morph.*, **169**: 161-193.

Corresponding editor: Marvalee H. WAKE